

1.2 Kontinuierliche Entwicklungsprozesse

Bislang haben wir Prozesse in diskreter Zeit untersucht, d.h. wir haben angenommen, daß nur zu festen Zeitpunkten etwas passiert, z.B. daß sich Bakterien alle gleichzeitig einmal pro Stunde teilen. Eine solche Annahme ist jedoch nicht immer gerechtfertigt; oft ist es realistischer, anzunehmen, daß der Zuwachs kontinuierlich in der Zeit stattfindet. Wir werden jetzt also eine kontinuierliche Zeitvariable $t \geq 0$ betrachten, die wir auf einer beliebigen Skala messen (Sekunden, Jahre, ...). $N(t)$ bezeichnet die (mittlere) Populationsgröße oder auch die *Dichte* einer Population, z.B. die Zahl der Individuen pro Quadratmeter und kann ebenfalls kontinuierliche Werte in \mathbb{R}_+ annehmen. Sei Δt ein kurzes Zeitintervall. Wir nehmen an, dass mit einer konstanten Geburtenrate b (pro Individuum) Nachkommen geboren werden und dass Individuen mit einer Todesrate d sterben. Im einfachsten Modell sind diese Raten zeitlich konstant und für alle Individuen in der Population gleich. Insbesondere hängen sie nicht vom Alter ab. Dann ergibt sich die Änderung der Populationsgröße im Zeitintervall Δt zu

$$\Delta N(t) = N(t + \Delta t) - N(t) = (b - d)\Delta t N(t) \quad (1)$$

Im Grenzfall $\Delta t \rightarrow 0$ ergibt sich

$$\dot{N}(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta N(t)}{\Delta t} = (b - d)N(t) = \lambda N(t) \quad (2)$$

wobei $\lambda = b - d$ die sogenannte (intrinsische) Wachstumsrate ist (oder: der Malthus'sche Parameter nach Thomas Malthus, 1766-1834, der das Modell als erster auf die menschliche Population angewendet hat). Die eindeutige Lösung dieser gewöhnlichen Differentialgleichung mit Anfangsbedingung $N(0) = N_0$ ist

$$N(t) = \exp[\lambda t] N_0. \quad (3)$$

Exponentielles Wachstum in kontinuierlicher Zeit ist das Gegenstück zum geometrischen Wachstum in diskreter Zeit. Die enge Beziehung sieht man auch aus Gleichung (3) wenn man die Konstante $\exp[\lambda]$ als Wachstumsparameter r wählt. Dann ist

$$N(t) = (\exp[\lambda])^t N_0 = r^t N_0.$$

Wenn man nun den in kontinuierlicher Zeit ablaufenden Prozess in diskreten Zeitschritten beschreibt (weil man etwa einmal in der Stunde misst), erhält man wieder ein geometrisches Wachstum. In diesem Sinne sind exponentielles und geometrisches Wachstum "ein und dasselbe". Während beim geometrischen Wachstum die Grenze zwischen Schrumpfen und Wachsen bei $r = 1$ verläuft, liegt sie beim exponentiellen Wachstum bei $\lambda = 0$. Mit $\lambda > 0$ folgt Bevölkerungsexplosion und bei $\lambda < 0$ stirbt die Population aus.

Das allgemeine deterministische Modell für die Dynamik einer einzelnen, unstrukturierten Population lautet:

$$\dot{N}(t) = f(N, t) = c(t) + \lambda(N(t), t)N(t). \quad (4)$$

Dabei beschreibt $c(t)$ die Immigration von Individuen und $\lambda(N(t), t)$ eine allgemeine Wachstumsrate pro Kopf. Abgesehen vom exponentiellen Wachstum gibt es nur wenige Modelle mit einer expliziten Lösung.

- Das einfachste Modell mit einer stabilen Gleichgewichtspopulation $N(t) > 0$ ergibt sich aus einer Dynamik mit Einwanderung und Tod (negative Wachstumsrate),

$$\dot{N}(t) = f(N) = c - dN(t) \quad (5)$$

mit $c, d > 0$ und Lösung

$$N(t) = \frac{c}{d} + \left(N_0 - \frac{c}{d}\right) \exp[-dt]. \quad (6)$$

In der Populationsdynamik beschreibt das Modell eine Populationsenke mit Immigration und Tod. Alternativ beschreibt es in einem Kontinent-Insel Modell die Änderung einer lokalen Populationsdichte auf der "Insel" (oder einem anderen lokalen Habitat) durch konstante Einwanderung von einem "Kontinent" (einem Reservoir mit konstanter Populationsdichte) und Auswanderung mit einer konstanten Rate pro Kopf. In der Biochemie entspricht dies dem Konzentrationsausgleich durch Diffusion eines Stoffes durch eine Zellmembran, wobei $N(t)$ in dieser Interpretation die variable Konzentration des Stoffes in der Zelle ist und die Konzentration außerhalb der Zelle als konstant angenommen wird.

- Das einfachste Modell mit Populationsregulierung in einer Population, die sich selbst erhalten kann, ist das logistische Wachstum mit

$$\dot{N}(t) = \lambda N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right). \quad (7)$$

Das Modell ist durch eine lineare Dichteabhängigkeit mit einer Pro-Kopf-Wachstumsrate von $\lambda(1 - N/K)$ gekennzeichnet. Der Parameter λ ist die intrinsische Wachstumsrate in Abwesenheit von innerartlicher Konkurrenz. K ist die sogenannte *carrying capacity* (Tragfähigkeit). Für $N(t) > K$ ist die Konkurrenz so groß (die Ressourcen werden so knapp), dass die Population schrumpft. Die explizite Lösung für das logistische Wachstumsmodell folgt (z.B. durch Trennung der Variablen) als

$$N(t) = \frac{K}{1 - (1 - K/N_0) \exp[-\lambda t]}. \quad (8)$$

Das logistische Wachstum kann auch für zeitabhängige Pro-Kopf-Wachstumsrate $\lambda(t)$ noch explizit gelöst werden, wobei man einfach den Exponent λt durch $\int_0^t \lambda(t) dt$ ersetzt.

Die allerwenigsten Modelle in der theoretischen Ökologie haben explizite Lösungen. Glücklicherweise sind wir in der Regel nicht so sehr an der expliziten Dynamik interessiert, sondern eher an den qualitativen Eigenschaften wie der Gleichgewichtsstruktur.

Modellanalyse II: Phasenliniendiagramm

Analog zum Cobwebbing im diskreten Fall kann man die Zeitentwicklung auch für komplizierte Differentialgleichungen graphisch analysieren. Wir betrachten dazu eine beliebige autonome Differentialgleichung in einer Dimension,

$$\dot{N}(t) = f(N), \quad (9)$$

bei der die sogenannte Geschwindigkeitsfunktion $f(N)$ nur indirekt über $N = N(t)$ von der Zeit abhängt. All diese Systems kann man mit der Methode des *Phasenliniendiagramms* qualitativ untersuchen, das in Abbildung 1) für das Beispiel des Migrations- oder Diffusionsmodells dargestellt ist.

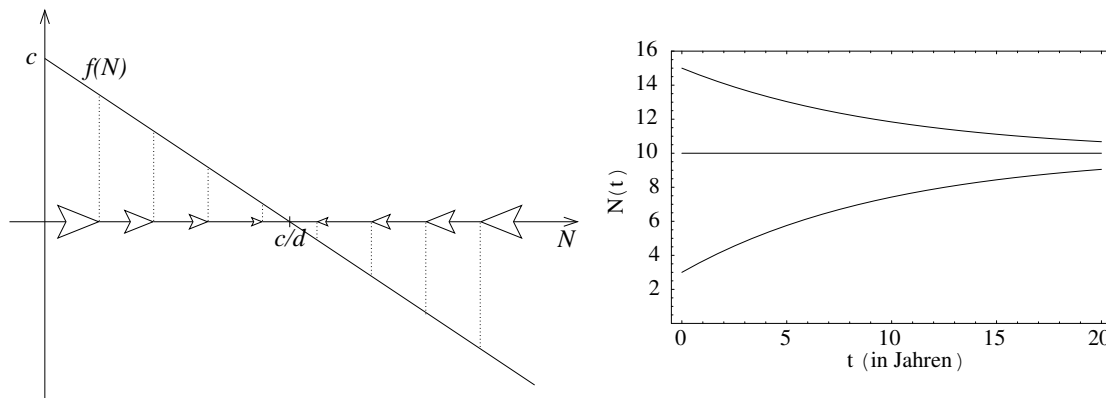


Abbildung 1: Migrationsmodell gemäß Gleichung (5). Links: Phasenliniendiagramm. Rechts: Die zugehörige Zeitentwicklung $N(t)$ für $c = 1$, $d = 0.1$ (pro Jahr) und zwei verschiedene Anfangsdichten $N_0 = 3$ und $N_0 = 15$.

1. Zeichne den Graphen der Funktion $f(N)$ und denke $N(t)$ als Bewegung auf der x -Achse, deren Geschwindigkeit \dot{N} an jedem Punkt N durch den Wert $f(N)$ gegeben ist.
2. Deute die Entwicklung der dynamischen Größe in jedem Punkt N durch Pfeile auf der x -Achse an: Wenn $\dot{N} = f(N)$ positiv (negativ) ist, wird N größer (kleiner), also zeigt der Pfeil nach rechts (links). Die Geschwindigkeit ist umso größer, je größer der Betrag von $f(N)$ ist. Dies kann man durch verschieden große Pfeile andeuten. Die Bewegung von $N(t)$ folgt dann diesen Pfeilen. Daraus läßt sich qualitativ der Zeitverlauf ablesen, auch wenn man die Differentialgleichung nicht explizit lösen kann.

Fixpunkte und Stabilität

Wie im diskreten Fall interessieren wir uns für Werte, auf die sich die Größe $N(t)$ nach langer Zeit einstellt. Offensichtlich ändert sich $N(t)$ gerade an den Punkten nicht mehr, an denen die Geschwindigkeitsfunktion $f(N) = 0$ ist. Geometrisch sind dies die Schnittpunkte von $f(N)$ mit der x -Achse. Die Stabilität der Gleichgewichtspunkte (bzw. Fixpunkte) und andere elementare Eigenschaften lassen sich direkt aus dem Phasenliniendiagramm erschließen:

- Ein Gleichgewichtspunkt N^* ist *lokal stabil* (anziehend), wenn die Pfeile in beiden Richtungen auf ihn zulaufen. Eine mathematisch hinreichende Bedingung dafür ist, ist dass die Ableitung $f'(N) = \frac{d}{dN}f(N) < 0$ ist. Ist dagegen $f'(N^*) > 0$, so laufen die Pfeile nach links und rechts vom Fixpunkt weg und das Gleichgewicht ist *instabil* (abstoßend). Für $f''(N^*) = 0$ hängt die Stabilität von höheren Ableitungen ab (z.B. ist ein internes Gleichgewicht in diesem Fall instabil, wenn $f''(N^*) \neq 0$, usw.). Generell ist ein Gleichgewicht N^* offensichtlich genau dann lokal stabil wenn für ein $\delta > 0$ und alle $0 < \epsilon < \delta$ gilt: $f(N^* + \epsilon) < 0$ und $f(N^* - \epsilon) > 0$.
- Sei $f(N)$ kontinuierlich differenzierbar. Wir nennen ein instabiles Gleichgewicht einen *Bruchpunkt* wenn für kleine ϵ $f(N^* + \epsilon) > 0$ und $f(N^* - \epsilon) < 0$ ist. Wenn $f(N)$ nur eine endliche Anzahl von Gleichgewichten hat (genauer: wenn es keine Intervalle mit $f(N) = 0$ gibt), dann sind asymptotisch stabile Gleichgewichte und Bruchpunkte immer

alternierend (d.h. es gibt genau einen stabilen Fixpunkt zwischen zwei Bruchpunkten und umgekehrt).

- Wenn alle Fixpunkte entweder asymptotisch stabile Gleichgewichte oder Bruchpunkte sind (der generische Fall), dann erstreckt sich der Anziehungsbereich jedes stabilen Gleichgewichts bis zu den benachbarten Bruchpunkten oder bis zu den Grenzen des Parameterraums.

Man beachte: $\dot{N}(t)$ ist stets die Ableitung von N nach der Zeit t , während $f'(N)$ die Ableitung von f nach der dynamischen Größe N ist.

Modellbildung III: Erntemodelle

Betrachte eine Fischpopulation mit einer Dynamik gemäß logistischem Wachstum. Wir möchten diese Population möglichst optimal als natürliche Ressource nutzen und sind deshalb an einer Fischfang-Strategie (oder *Erntestrategie*) interessiert, die uns langfristig einen großen und stabilen Ertrag verspricht. Zwei verschiedene Strategien stehen zu Auswahl:

1. Über Fischereiquoten wird eine maximale Anzahl H an Fischen festgelegt, die in jedem Jahr gefangen werden dürfen (sog. *constant rate harvesting*). Wenn bis zu dieser Grenze gefischt wird, kann die Dynamik der Population durch folgende Differentialgleichung beschrieben werden:

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - H \quad (\text{für } N > 0), \quad \dot{N} = 0 \quad (\text{für } N = 0). \quad (10)$$

2. Alternativ kann man die Fangmenge von der Größe des Bestands abhängig machen (*relative rate harvesting*). In der Praxis geschieht das zum Beispiel über eine Begrenzung der Anzahl und Größe von Fischerbooten.

$$\dot{N} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN, \quad (11)$$

wobei E den zulässigen Aufwand für Fischerei beschreibt und EN die resultierende Fangmenge.

Wir definieren den größten nachhaltigen Ertrag (*maximum sustainable yield*, MSY) als den größten Ertrag, der dem Bestand dauerhaft entnommen werden kann. Dabei ist ein *nachhaltiger Ertrag* allgemein die Fangmenge an einem stabilen Gleichgewichtspunkt des dynamischen Systems. Der MSY ist dann das Maximum dieser Fangmenge in Abhängigkeit der Modellparameter H oder E , die die Erntestrategie bestimmen.

Aufgabe 1:

- (a) Berechne für beide Differentialgleichungen die Gleichgewichtspunkte und ihre Stabilität (mit Hilfe eines Phasenliniendiagramms). Welche qualitativ unterschiedlichen dynamischen Szenarien kann man für verschiedene Werte von H und E bekommen?
- (b) Fertige für beide Strategien eine Abbildung an, die die Lage aller (stabilen und nicht stabilen) Gleichgewichtspunkte als Funktion von H bzw. E (= x-Achsen Variable) zeigt.
- (c) Was ist der MSY und für welche Werte von H und E bekommen wir ihn?

Modellanalyse III: Bifurkationen

Für eine qualitative Modellanalyse ist es von zentralem Interesse, wie sich die Gleichgewichtsstruktur verändert, wenn wir bestimmte Modellparameter ändern. Wie wir für die Erntemodelle gesehen haben, können Gleichgewichte verschwinden oder neue Gleichgewichte entstehen, oder Gleichgewichte können kollidieren und dabei ihre Stabilität austauschen. Diese qualitativen Änderungen in der Gleichgewichtsstruktur dynamischer Systeme werden Bifurkationen genannt. Man kann diese “Dynamik der Gleichgewichte” in einem sogenannten Bifurkationsdiagramm darstellen und allgemein verschiedene Typen von Bifurkationen unterscheiden. Für eindimensionale dynamische Systeme in kontinuierlicher Zeit sind drei Typen von Bifurkationen besonders wichtig:

1. *Transkritische Bifurkation (transcritical bifurcation)*: zwei Gleichgewichte kollidieren (überkreuzen sich) und tauschen ihre Stabilität aus. Die *Normalform* der transkritischen Bifurkation mit *Bifurkationsparameter* α im Punkt $x = \alpha = 0$ lautet

$$\dot{x} = \alpha x - x^2. \quad (12)$$

Dieses System hat zwei Gleichgewichte bei $x_1^* = 0$ und $x_2^* = \alpha$, die für $\alpha = 0$ im Punkt $x = 0$ kollidieren. Für $\alpha < 0$ ist das Gleichgewicht $x_2^* = \alpha$ stabil und das Gleichgewicht $x_1^* = 0$ instabil; für $\alpha > 0$ ist $x_1^* = 0$ lokal stabil und $x_2^* = \alpha$ instabil.

2. *Sattel-Knoten Bifurkation (saddle-node bifurcation)*: zwei Gleichgewichte mit unterschiedlicher Stabilität kollidieren und löschen sich gegenseitig aus – bzw. es entstehen zwei Gleichgewichte aus dem “Nichts”. Die Normalform lautet

$$\dot{x} = \alpha - x^2. \quad (13)$$

Für $\alpha < 0$ gibt es kein Gleichgewicht. Bei $\alpha = 0$ entstehen im Punkt $x = 0$ zwei Gleichgewichte, für $\alpha > 0$ liegen sie bei $x_1^* = -\sqrt{\alpha}$ (instabil) und bei $x_2^* = \sqrt{\alpha}$ (lokal stabil).

3. *Heugabelbifurkation (pitchfork bifurcation)*: drei Gleichgewichte kollidieren. Dafür gibt es zwei Möglichkeiten. Bei einer superkritischen Heugabelbifurkation sind die drei Gleichgewichte stabil – instabil – stabil und werden zu einem einzigen stabilen Gleichgewicht. Die Normalform lautet

$$\dot{x} = \alpha x - x^3. \quad (14)$$

Für die subkritischen Fall sind die drei Gleichgewichte instabil – stabil – instabil und werden zu einem instabilen Gleichgewicht,

$$\dot{x} = \alpha x + x^3. \quad (15)$$

4. Im Prinzip sind auch Bifurkationen noch höherer Ordnung möglich, bei denen vier oder mehr Gleichgewichte kollidieren. Sie spielen aber in der Praxis keine Rolle.
5. Außer durch Bifurkationen kann sich die Gleichgewichtsstruktur des dynamischen Systems auch ändern, wenn Gleichgewichte in den relevanten biologischen Zustandsraum hineinlaufen oder ihn verlassen. Für die Populationsdichte N ist die relevante untere Grenze des Zustandsraums normalerweise $N = 0$. Auf der anderen Seite können Gleichgewichte auch im Unendlichen entstehen oder dorthin verschwinden. Allerdings gilt für realistische biologische Modelle gewöhnlich $\lim_{N \rightarrow \infty} f(N) \ll 0$, sodass dies nicht möglich ist.

Aufgabe 1:

- (d) Welche Bifurkationen treten für *absolute* und *relative rate harvesting* auf? Diskutiere auch die Konsequenzen beider Bifurkationstypen, wenn man die Ernterate variiert - ggf. auch über den Bifurkationspunkt hinaus. Welche Strategie ist zu befürworten?
- (e) Für *relative rate harvesting* bekommt man die maximale Gesamt-Fangmenge für einen mittleren Wert des gesamten zulässigen Fischereiaufwands. Man kann sich aber auch überlegen, was passiert, wenn mehrere Fischereiunternehmen oder mehrere Länder um den selben Bestand konkurrieren. Wie ändert sich dann der individuelle Ertrag mit dem individuellen Aufwand eines einzigen Unternehmens (oder Landes)? Was bedeutet das für die Entwicklung des Gesamtertrags?

Bedeutung der Bifurkationstheorie: *Kleine Ursachen können große Effekte haben.* Dies ist eine typische Eigenschaft von Ökosystemen, wo man diese plötzlichen Übergänge häufig beobachtet. Die Tatsache, dass kleine stetige Änderungen große sprunghafte Auswirkungen haben können ist für die meisten Menschen kontraintuitiv. Dies kann gefährliche Konsequenzen haben wenn ein Ökosystem “umkippt” und beispielsweise Arten aussterben. Einblicke in die Bifurkationsstruktur natürlicher Systeme zu geben, ist deshalb eine der wichtigsten Aufgaben der theoretischen Ökologie. In vielen Fällen ergibt sich die Existenz eines bestimmten Bifurkationspunkts aus der Struktur der Wechselwirkungen und man kann robuste qualitative Voraussagen erhalten. Natürlich wird es oft schwierig sein, quantitative Schätzungen für die genaue Positionen der Bifurkationspunkte zu erhalten. Zudem weisen natürliche Systeme immer auch ökologische und demographische Stochastizität auf. Deshalb ist es ratsam, stets einen genügend großen Sicherheitsabstand zu einem katastrophalen Bifurkationspunkt einzuhalten.

Übungsaufgaben 2

Aufgabe 2: Die rechte Seite einer Differentialgleichung sei durch die Funktion

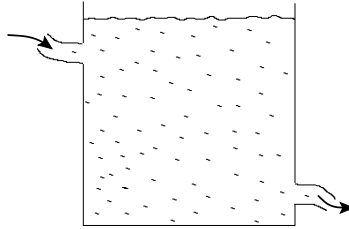
$$g(x) = \sin(\pi x/2)$$

gegeben.

- (a) Zeichnen Sie ein Phasenliniendiagramm für x zwischen 0 und 4. Für welche Werte von x ändert sich x am schnellsten?
- (b) Welche Gleichgewichtspunkte gibt es und was können Sie über ihre Stabilität aussagen?
- (c) Machen Sie anhand der qualitativen Informationen eine grobe Skizze des Zeitverlaufs für Startwerte $x_0 = 0.5$ and $x_0 = 3.5$. Gibt es Wendepunkte im Zeitverlauf $x(t)$ und wenn ja, wo liegen sie?

Aufgabe 3: Chemostat

Ein Chemostat ist ein Apparat, um Bakterien unter Durchflußbedingungen zu kultivieren. Dabei wird kontinuierlich frische Nährlösung zugeführt; mit derselben Rate wird Kulturmedium – mitsamt den darin enthaltenen Bakterien – abgeführt, so daß das Volumen insgesamt konstant bleibt.



Wir nehmen an, daß die Bakterien logistisch wachsen mit Parametern λ und K , und das Kulturmedium gut gerührt wird, so daß die Zellen überall gleichmäßig verteilt sind. Sei x die Dichte der Bakterienkultur und α die Auswaschrates (Abflussrate).

- (a) Stellen Sie die ODE des Modells auf. Welche Modellannahmen führen zu dieser Gleichung?
- (b) Zeichnen Sie das Phasenliniendiagramm. Für welchen Wert von x ist die Änderung von x maximal? Für welche Werte von x ändert sich x nicht? Ermitteln Sie – graphisch und rechnerisch – die Stabilität der Gleichgewichtspunkte.
- (c) Für welche Wahl des Anfangswertes x_0 wird der Zeitverlauf $x(t)$ einen Wendepunkt haben?